Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Süßwasseralgen.

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät der Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt von

Ella Leisel
aus Elberfeld (Rheinprovinz).

Göttingen 1914.
Druck der Dieterichschen Universitäts-Buchdruckerei
(W. Fr. Kaestner).

Angenommen von der math.-naturwissenschaftlichen Abteilung.

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Juli 1913.

Referent: Herr Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Peter.

Literaturverzeichnis.

Artari, A., Der Einfluß der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. Pringsh. Jb. f. w. B. Bd. XL. H. 4. 1904.

Bachmann, J., Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Sporenbildung. Bot. Ztg. 1895.

Beijerinck, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenogonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890.

Benecke, W., Über Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898.

— Untersuchungen über den Bedarf der Bakterien an Mineralstoffen. Bot. Ztg. 1907.

Berthold, G., Untersuchungen über die Verzweigung einiger Süßwasseralgen. Nova Acta Leop. Bd. XL. 1878.

— Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Bokorny, Th., Vergleichende Studien über die Giftwirkung chem. Substanzen der Algen und Infusorien. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1896.

Borge, O., Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.

Bornet (Ed.) et Flahault (Ch.), Révision des Nostocacées Hétérocystées. Ann. d scienc. naturelles. 7. Série. Bot. Vol. IV—VII. 1885—88.

Borzi, Ant., Conspectus generum Stigonematacearum. La Nuova Notavisia, XVIII. 1907.

— Note Alla Morfologia e Biologia Delle Alghe Ficocromacee. Giornale Bot. Vol. XI. 1879 m. IV Taf.

Bouilhac, R., Recherches sur la végétation de quelques algues d'eau douce (Thèse) Paris 1898.

— Sur la végétation du Nostoc punctiforme en présence de différents hydrates de carbone. In C. R. 1901. Bd. 133.

— Sur la culture du Nostoc punctiforme en présence du glucose. In C. R. 1897. Bd. 125.

Brand, F., Bemerkungen über Grenzzellen und über spontanrote Inhaltskörper der Cyanophyceen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1901. Bd. XIX.

— Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. Bd. XI.

— Über Spaltkörper und Konkavzellen der Cyanophyceen. Daselbst. 1905. Bd. XXIII.

Brand, F., Über die sogenannten Gasvakuolen und die differenten Spitzenzellen der Cyanophyceen, sowie über Schnellfärbung. Hedwigia, Dresden XLV. 1905.
Brunnthaler, J., Der Einfluß äußerer Faktoren auf Gloeothece rupestris (Lyng.) Born. Sitzungsber. d. K. A. Wien. Bd. CXVIII. Abt. 1. 1905.
Burgerstein, A., Pflanzenkulturen im diffusen Tageslichte. (I. Reihe) Wien, Verh. Zool.-Bot. Ges. LVIII. 1908. (II. Reihe) op. zit. LIX. 1908.
Chodat, R., et Goldflus, M., Note sur la culture des Cyanophycées et sur le développement d'Oscillatoriées coccogènes. Bull. herb. Boiss. 1897. V. Bd.
Chodat, R., et Grintzesco, J., Sur les méthodes de culture pure des algues vertes. C. r. Congrès international. bot. de 1900. Lons-Le-Saunier 1900.
Cienkowsky, L., Algologische Studien. Bot. Ztg. 1855.
— Zur Morphologie der Ulothricheen. Bull. de l'Acad. imper. des sc. de St. Petersbourg 1876. Bd. XXI.
Correns, C., Über die Membran und die Bewegungen der Oscillarien. Vorläuf. Mitt. Ber. d. D. Bot. Ges. 1897. Bd. XV.
Cramer, C., Über Entstehung und Paarung der Schwärmsporen von Ulothrix. Bot. Ztg. 1871.
Czapek, Fr., Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen und einige Anwendungen derselben. Ber. d. D. Bot. Ges. 28. Jg. 1910. H. 5.
Engelmann, Th. W., Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderung von Oscillarien. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin im Arch. f. Anat. u. Physiol., 1903. Physiol. Abt.
Famintzin, A., Die anorg. Salze als ausgezeichnetes Hülfsmittel zum Studium der Entwicklungsgeschichte der niederen Pflanzenformen. Bot. Ztg. 1871.
Fischer, A. Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg. 1905. 63. Jg.
Freund, H., Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. Flora. Jena 1907. Bd. 98.
Fritsch, F. E., Problems in aquatic biology, with special to the study of algal periodicity. N. Phytol. London 1906. Bd. V. with chart and table.
Fuchs, R. F., E. Hertels (Jena) Untersuchungen über die Wirkung von Lichtstrahlen auf lebende Zellen. Biol. Zbl. XXVII. 1907.
Gaidukov, N., Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien. Anhang zu den Abh. d. Kgl. preuß. Ak. d. Wiss. zu Berlin. 1902.
— Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. Bd. XXI. H. 8.
— Die Farbenveränderung bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaptation. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. Bd. XXI. H. 9.
— Über die Kulturen und den Uronema-Zustand der Ulothrix flaccida. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. Bd. XI.
— Der Kampf ums Dasein und die Mixtkulturen. Zbl. Bakt. Jena. Abt. 2, Bd. XIV. 1905.

Gardner, N. L., Cytological Studies in Cyanophyceae. Berkeley, Univ. Cal. Pub. Bot. II. 1906.
Gomont, Maur., Monographie des Oscillariées. Ann. des sc. natur. 7. Sér. 1881—92. Bot. Vol. XV—XVI.
— Sur quelques Oscillariées nouvelles. (Bull. Soc. Bot. France, T. XLVI.) 1899. Pl. I.
— Note sur une Espèce nouvelle de Fischerella. Journ. de Bot. T. XVI. 1902.
Hansgirg, A., Über den Polymorphismus der Algen. Bot. Zbl. XVII. 1885.
— Über die aerophytischen Arten der Gattung Hormidium. Flora 1888.
— Über neue Süßwasser- und Meeresalgen und Bakterien. Sitzungsber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Math.-Natw. Kl 1890.
Hennings, P., Die schädlichen Kryptogamen unserer Gewächshäuser. Gartenflora 1893.
Jost, L., Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Zbl. Leipzig 1906. Bd. XXVI.
— Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
Klebs, G., Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg. 1881.
— Kritische Bemerkungen zu der Abhandlung von Hansgirg: Über den Polymorphismus der Algen. Biol. Zbl. 1885—86. Bd. V.
— Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
— Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen aus d. Bot. Inst. zu Tübingen. II. Bd. III. H. Leipzig 1888.
— Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zbl. 1904. Bd. XXIV.
— Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
Klingstedt, F. W., Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. Öfvers. Finska Vet. Soc. Förh. LI. 1908—09. Afd. A. No. 1.
Kohl, F. G., Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung des Kerns. Jena 1903.
Kolkwitz, R., Über die Krümmungen und den Membranbau bei einigen Spaltalgen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1897.
Kolkwitz, R., und Marsson, M., Grundsätze für die biologische Beurteilung des Wassers nach seiner Flora und Fauna. Mitt. d. Königl. Prüfungsanst. f. Wasserversorgung u. Abwässerbeseitigung. H. 1. Berlin 1902.
Kossowitsch, P., Untersuchungen über die Frage, ob die Algen freien Stickstoff fixieren. Bot. Ztg. 1894.
Küster, E, Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Leipzig und Berlin 1907.
— Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906. Bd. XXIV.
Kützing, F. T., Die Umwandlung niederer Algenformen in höhere etc. Natur. Verh. Holland. Maat. d. Wet. Haarlem, Bd. II. 1841.
— Species Algarum. Leipzig 1849.

Loeb, J., Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
Loew, O., und Bokorny, Th., Chemisch-physiologische Studien über Algen. Journ. f. prakt. Chem. Bd. XXXVI. 1887.
Löwenstein, A., Über die Temperaturgrenzen des Lebens bei der Thermalalge Mastigocladus laminosus Cohn. Ber. d. D. Bot. Ges. 1903. Bd. XXI.
Massart, J., Recherches sur les organismes inférieurs. — V Sur le protoplasma de Schizophytes. Mém. cour. et mém. d. sav. étrangers; Publ. par. l'Acad. r. d. sc., des lettres et des Beaux-Arts de Belgique. 1901. T. LXI.
Macchiati, L, Sulla Lyngbya. Borziana sp. nov. e sulla opportunita di riunire le specie dei generi Oscillaria e Lyngbya in unico genere. Giornale botanica 1890. Vol. XXII.
Migula, W., Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Inaug.-Diss. Breslau 1888.
Molisch, H., Die Ernährung der Algen (Süßwasseralgen I. Abh.) Sitzungsber. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-Natw. Kl. Bd. CIV. Abt. I. 1895.
Nadson, G. A, Zur Morphologie der niederen Algen. St. Petersburg. Bull. du Jard. Bot. VI. 1906 (Deutsch. Rés.)
— Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Daselbst 1908. T. 8. Ref. Natw. Rundschau 1909. XXIV. Jg.
Oltmanns, Fr, Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1905.
Ono, N., Über die Wachstumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize. Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo 1900. Vol. XIII.
Pfeffer, W, Studien zur Energetik. Leipzig 1892.
— Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Tüb. Unters. 1884.
Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen. Sitzungsber. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien. Math.-Natw. Kl Bd. CXV. Abt. I. 1906.
— Reinkulturen von Diatomeen. Ber. d. D. Bot. Ges. 21. Jg., Bd. XXI. 1903.
— Die Bedeutung der Reinkultur. Berlin 1907.
— Die Ernährung der Algen. Leipzig 1911.
Schroeder, B., Untersuchungen über Gallertbildung bei Algen. Verh. d. naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg. N. F., VII. Bd., 1902.
Strasburger, E., Wirkung der Wärme und des Lichtes auf Schwärmsporen. Jen. Ztschr. f. Natw. 1878. Bd. XII.
Woycicki, Z., Über pathologische Wachstumserscheinungen bei Spirogyra und Mougeotia-Arten in Laboratoriumskulturen. Ber. d. D. Bot. Ges. Jg. 1907. Bd. XXV.
Zacharias, E., Über die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Ztg. 1890.
— Über die neuere Cyanophyceen-Literatur. Bot. Ztg. 1907. Bd. LXV. 2. Teil.
Zukal, H. Über die Diplocolonbildung. Notavisia, 1890. Ann. V, No. 21.

Einleitung.

Nach den vielseitigen und erfolgreichen Algenkulturen, die in einer großen Anzahl von Arbeiten vorliegen, und die sich auf entwicklungsgeschichtliche und biologische Verhältnisse beziehen, konnte es von Interesse sein, auch die auf morphologische Erscheinungen gerichteten Fragen wieder aufzunehmen, die unter anderen von A. Fischer, Kohl, Zacharias verfolgt worden, in jüngster Zeit aber ziemlich außer Betracht gekommen waren.

In Anknüpfung an vorhandene Untersuchungen schienen hier am bequemsten gewisse Cyanophyceen sich darzubieten. Daher nahm ich vor zwei Jahren Kulturversuche mit solchen, insbesondere mit Oscillatoriaceen und Scytonemataceen, aber auch mit Arten aus anderen Algengruppen in Angriff, zunächst in der Absicht, zuzusehen, ob sich bei abgeänderten Bedingungen der Ernährung, der Sauerstoffversorgung, der Temperatur, der Wasserbewegung, Belichtung etc. Modifikationen der äußeren Erscheinung und der Vermehrungsweise ergeben, durch die ein Licht auf die vielfach noch sehr unklaren verwandtschaftlichen Beziehungen und damit auf den systematischen Zusammenhang der Formen geworfen würde.

Das der Untersuchung zugrunde zu legende Material war in dem ungewöhnlich heißen und trocknen Sommer und Herbst 1911 in Göttingen schwer zu beschaffen. Es mußte zum Teil von weit hergeholt werden und befand sich zuweilen längere Zeit hindurch unter äußerst ungünstigen Bedingungen, ehe es zur Verwendung gelangen konnte. Dann ergab es sich oft, daß es zu den beabsichtigten Feststellungen wenig geeignet war, insofern es selbst auf sehr kräftige Eingriffe in seine Lebensgewohnheiten nicht in merkbarer Weise reagierte. Wenn die dabei gemachten Erfahrungen auch nicht ohne Belang erscheinen, so sind sie doch für den Zweck einer Dissertation minder geeignet, und ich werde über sie bei anderer

Gelegenheit berichten. Nur zwei in den Jahren 1912 und 1913 durchgeführte Versuchsreihen möchte ich hier herausheben, die einerseits meine Bestrebungen kennzeichnen, anderseits von so erheblichem Interesse erscheinen, daß ihre Darlegung gebilligt werden wird.

Beide Fälle betreffen Algen, die im Göttinger Botanischen Garten unvermutet auftraten und bezüglich ihrer morphologischen, biologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse noch wenig bekannt, bezw. kontrovers gewesen sind: eine Scytonemataceae, die vielleicht als eine Hassallia anzusprechen ist, jedoch in einzelnen Eigenschaften Anklänge an andere Gattungen erkennen läßt und die Ulothrichacee Schizomeris Leibleinii Ktzg., über deren Stellung im System die Forschung noch nicht zum bündigen Schluß gekommen ist. Jede dieser Untersuchungen ist in sich abgeschlossen, sodaß über beide gemeinsam wenig ausgesagt werden kann. Ganz allgemein aber zeigen sie, daß bei genauerem Zusehen manche der jetzt noch gültigen Algengattungen werden anders gefaßt werden müssen, weil Übergänge sie verbinden. Dazu wird es noch sehr eingehender Arbeit bedürfen.

Auf das Material wie auf die Fragestellung bin ich durch Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Peter hingewiesen worden, dem ich mich zu besonderem Dank verpflichtet fühle für das mir während meiner Studienzeit stets und in reichem Maße entgegengebrachte Interesse.

Hassallia byssoidea intermedia.

Die Scytonemataceae bilden in der großen Klasse der Cyanophyceen eine genau umgrenzte Familie, die sich von den anderen Familien derselben Klasse durch folgende gesetzmäßige Merkmale unterscheidet:

von den Rivulariaceae durch ihre niemals in einer Spitze endigenden Membran,

von den Sirosiphoneae durch unechte Verzweigung,

von den Nostocaceae durch die Differenzierung der Fäden in Basis und vegetativen Teil,

von den Oscillatoriaceae in der Hauptsache infolge der Ausbildung von Heterocysten.

Durch Aufzählung dieser systematischen Unterscheidungsmerkmale ist aber auch schon die morphologische Ausgestaltung der Scytonemataceae im großen und ganzen angegeben; von einer eingehenden Beschreibung kann hier Abstand genommen werden.

Bornet (Ed.) und Flahault (Ch.), die für den systematischen Teil dieser Arbeit allein maßgebend waren, gaben den Scytonemataceen eine feste Stellung im System und gliederten sie in der aufsteigenden Reihe den Nostocaceen an [1]). Über diese Einreihung soll später noch berichtet werden.

Zunächst ist es hier von Interesse, nach welchem Prinzip die Familie der Scytonemataceen in ihre Gattungen zerlegt wurde.

Bornet und Flahault unterscheiden zwei Hauptgruppen: die erste Gruppe schließt die Gattungen ein, bei denen jeder einzelne Algenfaden von einer Scheide umgeben ist,
die zweite Gruppe solche Gattungen, bei denen zwei oder mehrere Algenfäden in einer Scheide vereint sind.

Die erste Gattung besteht, wenn Microchaete mit ihren

---

1) Révision des Nostocacées Hétérocystées. Ann. des scienc. natur. 7. Sér. 1887. Bot. Vol. V.

unverzweigten Fäden in vorliegender Arbeit außeracht gelassen wird, aus drei Gattungen:

I. Scytonema Agardh.
II. Hassallia Berkeley.
III. Tolypothrix Kützing.

Als Charakteristikum der ersten Gattung: Scytonema, die im Verhältnis zu den beiden anderen Gattungen viel artenreicher ist, gelten nach Bornet und Flahault die doppelten knieförmigen Verzweigungen, im wesentlichen aber die Fixierung derselben zwischen zwei Heterocysten.

Scytonema bildet je nach dem Ort ihres Vorkommens zwei untergeordnete Abteilungen, die die Bestimmung der Art erleichtern helfen, für das System jedoch keine weitere Bedeutung haben.

Diese Unterabteilungen bestehen:

a) aus den wasserlebigen Arten,
b) aus den land- oder luftlebigen Arten.

Für Hassallia und Tolypothrix decken sich die gattungsbestimmenden Merkmale völlig, da beiden die Fixierung der Verzweigungen unmittelbar unterhalb einer Heterocyste, sowie die, doch nur selten auftretende doppelte, knieförmige Verzweigung gemeinsam ist.

Streng gattungsbestimmende Unterschiede bestehen zwischen beiden nicht.

Es erscheint nun merkwürdig, daß Bornet und Flahault die beiden so übereinstimmenden Formen mit der Begründung trennten (p. 115): »Hassallia hat dieselbe Verzweigung wie Tolypothrix, aber ihr Aussehen und ihr Fundort sind ganz verschieden von einander.« Bei dieser Trennung ließen sie außeracht, daß ursprünglich für die Gattung nur die Fixierungsart der Verzweigungen ausschlaggebend war, wie ja Scytonema zur Genüge beweist. Hier wurde der Fundort nicht als gattungsbestimmend betrachtet, sondern seine ohne Zweifel verändernden Einflüsse auf die Form nur als artbestimmend angesehen, eine Bewertung, die allein richtig und natürlich ist und auch für Hassallia und Tolypothrix maßgebend sein sollte.

Diese Inkonsequenz im Aufbau des Systems gab die Veranlassung zu einigen Kulturversuchen, welche dazu beitragen sollten, weitere Einblicke in die formverändernde Wirkung verschiedener Medien auf ein und dieselbe Pflanze und deren

Wert für die Systematik zu erhalten. Als ein für diese Versuche besonders geeignetes Objekt erschien eine Scytonemataceae [1]), die während des ganzen Jahres in einem der Warmhäuser des Botanischen Gartens zu Göttingen die Wandungen eines kleinen Wasserbeckens oberhalb des Wasserspiegels in dichten, großen Lagern überzieht, jedoch im Wasser selbst oder an untergetauchten Gefäßen, Pflanzenteilen etc. niemals zu finden ist.

Die Temperatur dieses Treibhauses ist sehr hoch (32° min.) und Sommer und Winter hindurch annähernd konstant, die Belichtung ist allseitig.

Ungefähr 3 cm über dem Wasserspiegel zeigt diese Scytonemataceae ihr üppigstes Wachstum. Dort bestehen ihre Lager aus kleinen, ca. 10 mm hohen, dunkelbraun-rotgefärbten Fadenbüscheln, die in ihrer Anordnung kleinen Pinseln nicht unähnlich sind. Je weiter sich aber die Alge vom Wasserspiegel entfernt, je weniger Feuchtigkeit sie von unten herauf bekommt, desto niedriger werden die kleinen Pinsel, desto weniger rein die Lager, die an der oberen Grenze ihres Wachstumsgebiets nur noch aus kurzen, dichten Rasen bestehen und von allen möglichen anderen Algenarten in ihrer Entwicklung gehindert werden.

Der an den Beckenwandungen in Massen ausgeschiedene Kalk wird von der Alge als Verankerungsstätte benutzt und völlig von den dicht miteinander verschlungenen Basalteilen der Fäden durchzogen. Dadurch erscheint die Basis eines abgelösten Lagers verkalkt und hart, während die oberen Teile der Pinsel von Kalk fast frei sind. Kommen solche Kalküberlagerungen doch vor, so sind diese keine Ausscheidungsprodukte der Alge selbst, sondern einfach die Folge der Verdunstung des sich zwischen den Pinseln hinaufziehenden Wassers.

Aus dem allen geht hervor, daß diese Scytonemataceenart eine an hohe Temperaturen gebundene luftlebige Form ist, die, wie viele ihrer verwandten Arten, eine gewisse Feuchtigkeit benötigt, aber die direkte Berührung mit Wasser tunlichst vermeidet, außerdem zu den kalkbevorzugenden Algen gehört.

1) In den nachstehenden Darlegungen nenne ich sie der Kürze des Ausdrucks wegen schlechthin »Hassallia«.

Beschreibung der Alge.

Das ausgedehnte pinselförmige Lager besteht aus graubraun- bis dunkelbraungefärbten Fäden. Die Filamente (Zellfaden + Scheibe) (s. Tafel I Abb. 2) können eine Länge von ca. 10 mm und eine Breite von 11—17 μ erreichen. Sie sind biegsam und lassen einen vegetativen und einen basalen Teil erkennen.

Die Basalteile sind miteinander zu einem krausen, im Kalk lagernden Wurzelwerk verschlungen, während die vegetativen Fadenteile, besonders die der im schnellen Wachstum begriffenen Lager fast parallel zu einander verlaufen, doch nur lose unterhalb der Spitzen miteinander verklebt sind.

Die Scheide ist hyalin, selten mattgrün, 0,5—1,5 μ dick, ungeschichtet und färbt sich nicht mit Chlor-Zink-Jod. Junge Fäden werden von der Scheide ganz eingeschlossen, während bei alten Fäden das Scheidenende ausnahmslos offen, kreisrund ist, den Zellfaden wenig überragend. Dieser ist seitlich leicht eingezogen; die Einschnürungen teilen sich aber der Scheide nicht mit.

Die Länge der Zelle beträgt 7,7—15,4 μ, während die der nicht zahlreich ausgebildeten Heterocysten ca. 11 μ zählt.

Der Heterocysteninhalt ist gelbgrün gefärbt, häufig noch grobkörnig oder von einer Vakuole mehr oder weniger stark verdrängt.

Form und Inhalt der vegetativen Zellen wechselt in ein und demselben Faden sehr stark; so kann der obere Teil eines solchen aus völlig gleichmäßigen, dicht aneinanderschließenden, scheibenförmigen Zellen mit äußerst feinkörnigem, graubraunem Inhalt bestehen, während die älteren mittelständigen Zellen weit länger und grobkörnig, häufig von Vakuolen durchsetzt und durch deutlich sichtbare Querwände von einander getrennt sind.

Von den übrigen Zellen desselben Fadens unterscheiden sich die Basalzellen am stärksten schon durch ihre Färbung. Da sie bei ihrer dichten Kalkumhüllung und etwas dickeren Scheide und Membran keines weiteren Lichtschutzes mehr bedürfen, haben sie ihre braune Färbung verloren und eine blaugrüne angenommen. Ihr Zellinhalt ist außerordentlich grobkörnig; die Membran ist dicker und erreicht bei der Ausbildung von Dauersporen, die reihenförmig angelegt sind und sich durch ihre breite, etwas ovale Form von den anderen Zellen unterscheiden, eine Breite von 2 μ (Tafel I Abb. 4).

Die eigentliche Basis besteht aus einer nur wenige Zellen enthaltenden Scheide; Haftorgane finden sich nicht.

Die Vermehrung der Alge kann in zweierlei Weise erfolgen:

1) durch Keimung der schon erwähnten Sporen, die gemäß ihrer verdickten Membran als Dauersporen anzusprechen sind,

2) durch Hormogonien.

Es sind zwei verschiedene Arten von Hormogonienbildung zu unterscheiden:

a) die fadenendständige,

b) die durch Verzweigungen des Fadens hervorgebrachten. Die ersteren sind hauptsächlich an alten Fäden zu finden, die eine den Zellfaden überragende Scheide aufweisen. Sie kommen dadurch zustande, daß im Zellfaden aus einem später noch genauer zu erörternden Grunde (s. S. 16) Spaltkörper ausgebildet werden, durch die der Zusammenhang der Zellen im Zellfaden unterbrochen und der Endteil desselben isoliert wird.

Da außerdem die Spaltkörper, die aus gegeneinander gepreßten Zellen bestehen, einen Druck infolge dieser Zusammenpressung auf die sie umgebende Scheide ausüben (s. Tafel I Abb. 3), so wird der enge Zusammenhang zwischen Scheide und Membran bei den den Spaltkörpern benachbarten Fadenteilen gelockert. Der leiseste Druck von außen kann dann Veranlassung werden, daß die den offenen Enden zuliegenden isolierten Fadenteile mit großer Geschwindigkeit aus der vorderen Scheidenöffnung hinausgetrieben werden. Dieselbe Erscheinung wiederholt sich bei allen Cyanophyceen, die mit einer Scheide versehen sind und läßt sich besonders deutlich bei Lyngbya-Arten erkennen, die infolge von Überfütterung viele Spaltkörper ausbilden. Ein großer Teil des Fadens zerfällt dann in Hormogonien, welche aus der Scheide herausgepreßt werden. Die Länge der Hormogonien ist wechselnd; Fäden aus 6—7 Zellen bestehend bilden die untere Grenze.

Haben die Hormogonien die Scheide verlassen, so verlieren sie ihre gestreckte Gestalt und krümmen sich mit ihren Endzellen etwas nach innnen. Diese Endzellen sind vorgewölbt und tragen häufig eine grüne, körnige Haube, die nicht von einer Membran gebildet ist, sondern aus einer ebenfalls zusammengepreßten Zelle besteht, die aber mit dem normalen Faden in Zusammenhang geblieben ist (s. Haubenbildung) und so einen Schutz für die Hormogonienendzelle darstellt.

Im Hormogonienfaden ist nicht selten eine Heterocyste eingeschaltet, eine Erscheinung, die bei Hormogonien anderer Scytonemataceen weit seltener beobachtet wurde und darauf beruht, daß bei dieser Art die Heterocysten von der Scheide weniger fest eingeschlossen werden.

Als zweite Art der Hormogonienbildung war oben Verzweigung angegeben worden. Im nächsten Kapitel sollen über das Auftreten der letzteren Untersuchungen mitgeteilt werden.

Bei vorliegender Blaualge ist die Verzweigung »falsch«; dadurch, wie durch die Anwesenheit von Heterocysten charakterisiert sie sich als Scytonemataceae. Da aber bei Durchprüfung einer großen Menge von Lagern sich die Fixierungsart der Verzweigung als vollkommen inkonstant erwies, erstand die Frage, welcher Gattung diese Scytonemataceae einzuverleiben ist oder ob hier eine Art vorliegt, bei der sich eine Fixierung noch nicht herausgebildet hat, die also ein intermediäres Stadium darstellt.

Entsprechend der kleinen Anzahl von Heterocysten in einem völlig gesunden Lager ist die der Verzweigungen bei vorliegender Art ebenfalls sehr gering. In jungen Lagern und in solchen Fäden, die von einer Scheide noch ganz eingeschlossen sind, werden Verzweigungen überhaupt nicht, Heterocysten nur in den seltensten Fällen beobachtet.

Werden Heterocysten und Verzweigungen hier gemeinsam genannt, so soll damit nicht behauptet werden, daß die beiden in gegenseitiger Abhängigkeit zu einander stehen, dagegen sprechen die Plectonema-Arten, die Verzweigungen ausbilden, aber der Heterocysten noch völlig entbehren, im umgekehrten Falle die Nostocaceen, die Heterocysten in großen Mengen, Verzweigungen aber gar nicht aufzuweisen haben.

Die Zellform rechtfertigt es, daß die Scytonemataceen an Plectonema angeschlossen werden; anderseits ist bei den Scytonemataceen das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Heterocysten und Verzweigungen schon ein bestimmtes. Demnach wäre es wahrscheinlich, daß es Übergangsformen zwischen Plectonema und Scytonema gibt, die eine gesetzmäßige Verzweigungsart noch nicht ausgebildet haben, in denen außerdem noch beide, Heterocysten wie Spaltkörper, sich an der Regulierung des Längenwachstums in gleichem Maße beteiligen.

Eine solche Form glaube ich in der hier vorliegenden Art gefunden zu haben.

Zunächst soll untersucht werden, unter welchen Bedingungen Spaltkörper, Heterocysten und, als deren eventuelle Folgeerscheinung, Verzweigungen zur Ausbildung kommen.

Spaltkörper.

Die Bildung von Spaltkörpern ist am deutlichsten an der einfachsten Form fadenbildender Cyanophyceen, an Oscillarien zu beobachten. Da diese normalerweise der Scheide entbehren, eine falsche Verzweigung demnach ausgeschlossen ist, sie aber doch dem Längenwachstum ihrer Fäden eine Grenze setzen müssen, so bilden sie Hormogonien an ihren Fadenenden aus, die von dem Vorhandensein von Spaltkörpern abhängig sind. Über die Entstehung dieser Spaltkörper, die in der Cyanophyceenliteratur noch eine offene Streitfrage bildet, sollen hier die Resultate einiger Kulturversuche, deren Anordnung in dieser Arbeit nicht erörtert wird, da sie nur physiologischen Zwecken dienten, noch näheren Aufschluß geben.

Die zu unserem Zwecke günstigsten Beobachtungsobjekte bildeten Oscillaria sancta und Oscillaria splendens, sowie Phormidium favosum und Phormidium Retzii. Die Algen zeigten zu Beginn der angestellten Kulturversuche sehr wenige bikonkave Zellen, die als Spaltkörper bezeichnet werden. Ihre vegetativen Zellen stimmten im großen und ganzen in Form und Ausdehnung völlig überein und überschritten eine Maximalgrenze im Längenwachstum nicht. War diese erreicht, so trat Zellteilung ein.

In Alkohol fixierte und mit Löfflerschem Methylen-Blau gefärbte Fäden zeigten im mattblau gefärbten Zentralkörper mehr oder weniger starke Einlagerungen von kräftig violett gefärbten Zentralkörnern, die sich in einzelnen Fällen zu schön geformten »Pseudomitosen« zusammengeballt hatten. Diese erfuhren bei bestimmter Konzentration, die für die Zellteilung charakteristische, ganz regelmäßig eintretende Einschnürung (s. Tafel II Abb. 8).

Nach A. Fischer (Bot. Zeitung, Jahrg. 63, 1905) bestehen die Einlagerungen der Zentralkörper aus Kohlehydraten, vor deren übergroßen Anreicherung sich die Alge nur durch enorm rasche Zellteilung retten kann, »sodaß dieser Ballast mit Hilfe pseudomitotischer Umlagerungen gleichmäßig verteilt wird«. Dieser Fähigkeit sind aber Schranken gesetzt, wie Kulturversuche in kohlehydrathaltigen Nährlösungen zeigten: Für ein Übermaß an solchen Nährstoffen konnte die Zellteilung nicht

rasch genug von statten gehen; die Zentralkörper nahmen infolgedessen in vielen Zellen riesige Dimensionen an. Dadurch entstanden Zellen mit hellem Inhalt, wie Brand (Ber. d. d. bot. Ges. Vol. 23, Heft 2, 1905 S. 68) sie in der Nachbarschaft seiner Spaltkörper auch gesehen hat, aber falsch deutete. Von einer Verflüssigung des Zellinhaltes ist hier keine Rede, die stark lichtbrechende helle Masse ist nichts anderes wie der durch das Chromatophor hindurchschimmernde Zentralkörper. Infolge seiner Anschwellung vergrößert sich die ganze Zelle oft um das Doppelte ihrer normalen Länge, ohne daß Zellteilung eintritt. Dadurch muß die Nachbarzelle einen außerordentlich starken Druck erleiden, der sich den dann folgenden Zellen ebenfalls mitteilen kann. In solch hypertrophischen Fäden ist es gar nicht selten, daß zwei bis vier normale Zellen zwischen zwei Zellen mit unnatürlich großen Zentralkörpern zu liegen kommen und von diesen geradezu zusammengequetscht werden (s. Tafel II Abb. 9). Hält der Druck längere Zeit hindurch an, dadurch, daß die übergroßen Zellen keine Zellteilung erfahren, so ist es natürlich, daß die so zusammengepreßten Zellen ihren Inhalt allmählich so verändern, daß der körnige Zellinhalt samt Zentralkörper und seinen Einlagerungen in eine homogene, kräftig blaugrün gefärbte Flüssigkeit übergeht. Diese, durch den beiderseitigen Druck bikonkav geformten Gebilde, die als Spaltkörper bezeichnet werden, verlieren, doch erst, wenn ihr Inhalt vollkommen verflüssigt ist, ihren Zusammenhang mit den vegetativen Nachbarzellen, wie solches am deutlichsten bei Scytonemataceen beobachtet wurde.

Der so beschriebene Vorgang spielt sich bei allen Cyanophyceen, mit denen Kulturversuche angestellt wurden, in genau gleicher Weise ab und trifft auch für die Algen zu, die sich in natürlichen Lebensverhältnissen befinden; ein Unterschied besteht dann nur in der weit geringeren Zahl der Spaltkörper in einem Faden. Ist keine Scheide vorhanden, so kann hier der Faden in seine Teilstücke zerfallen, während bei Cyanophyceen mit Scheiden die Spaltkörper genau dieselbe Funktion wie Heterocysten haben können: sie bilden für das Längenwachstum ihrer benachbarten Fadenteile ein Hindernis, das irgendwie überwunden werden muß, sei es durch Ausstoßen von Hormogonien, sei es durch Bildung der »falschen« Art der Verzweigung.

Konvexzellen werden meist endständig ausgebildet; sie

entstehen durch einseitigen Druck und können noch lange Zeit ihre Verbindung mit dem normalen Faden bewahren. Als solche sind sie noch teilungsfähig und können zu langen, mattgrünen Schläuchen heranwachsen; aber die Zellen, die sie hervorbringen, sind völlig deformiert und nicht mehr imstande, braunen oder grauen Farbstoff auszubilden. Ihr Bestehen ist nicht von langer Dauer. Für die Mutteralge sind sie insofern von Bedeutung, als sie sowohl den Hormogonien wie auch den Fadenendzellen als schützende Kappe dienen (s. Tafel II Abb. 11, 12, 13).

Heterocysten.

Die Entstehung von Heterocysten wurde im besonderen von F. G. Kohl in: Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzellen und die mitotische Teilung ihres Kernes — Jena 1903 — sehr eingehend bearbeitet.

Nach Kohl sollen die Cyanophyceen, die Heterocysten aufweisen, die Eigentümlichkeit besitzen, in beliebigen Zellen kleine Körper, sog. Verschlußkörper, auszubilden, die sich vor die Tüpfelhaut der Zellen legen und dadurch die Plasmaverbindung zwischen den einzelnen Zellen unterbrechen. Alsdann träte Umwandlung des Zellinhaltes ein, und die Bildung einer Heterocyste wäre vollendet.

Diese Theorie ist sehr einleuchtend; doch fand ich keine genauen Angaben über die Herkunft dieser Verschlußkörper, die Kohl sonst eingehend beschreibt, und die nach ihm komplizierte Formen haben können. Auch über die Existenz einer Tüpfelhaut sagt Kohl nichts Bestimmtes aus; denn seine Vermutung, daß bei Oscillatoriaceen, die reguläre Körnelung an den Querwänden zeigen, diese stark lichtbrechenden Körner als Öffnungen der Tüpfelkanäle anzusehen wären, ist wohl kaum ernst zu nehmen.

Jedenfalls war die Verschlußkörpertheorie für mich die Veranlassung, die von Kohl beobachtete Entwicklung der Heterocysten auch bei Hassallia nachzuprüfen. Als Vergleichsmaterial dienten zwei charakteristische luftlebige Scytonemaarten, die in der Fixierung ihrer Verzweigung trotz aller Kulturversuche konstant blieben.

Da alle drei Arten nicht genügend Stadien in der Bildung der Heterocysten aufzuweisen hatten, es mir aber wahrscheinlich war, daß Heterocysten unter den gleichen Bedingungen entstehen wie Spaltkörper, so wurden dementsprechende Kul-

turen von allen drei Algenarten in Nährlösungen angesetzt. Das Resultat war, daß Spaltkörper und Heterocysten unter den schon erwähnten Bedingungen gleich stark zunahmen, während die Verzweigungen nicht sonderlich häufiger beobachtet wurden.

Völlig einwandfreie Befunde hatte eine 5 Monate alte Leitungs + Regenwasser-Kultur, die als Krontrollkultur gedient hatte, aufzuweisen. In ihr entwickelten sich die ursprünglich luftlebigen Arten so außerordentlich gut, daß eine Ansammlung von Bakterien vollkommen ausgeschlossen war.

Bei Durchprüfung dieser Lager ergab es sich, daß die Heterocysten sich in allen drei Fällen stark vermehrt hatten. Hassallia zeigte sogar doppelte Heterocysten, die im ursprünglichen Material nicht beobachtet wurden. Infolge dieser Zunahme konnten sämtliche Stadien in der Entwicklung der Heterocyste beobachtet werden. Übergroße Zentralkörper gaben den ersten Anstoß, also genau wie bei den sich gleichzeitig entwickelnden Spaltkörpern. Unterschiede zu letzteren bestehen jedoch darin, daß der zweiseitige Druck nicht auf mehrere, sondern nur auf eine einzelne Zelle ausgeübt wird, außerdem der Druck wegen der geringeren Größe der Zentralkörper nicht ganz so stark ist. Aber auch hier entsteht zunächst eine bikonkave Zelle von grünlichgrauer Färbung. Mit Methylenblau behandelt, zeigt sie noch deutlich den Zentralkörper samt seinen Einlagerungen.

Doch nun gestaltet sich der Entwicklungsgang ganz verschieden von dem der Spaltkörper. Der Grund hierzu liegt wohl in der infolge des geringeren Druckes weniger starken Beeinträchtigung des Zellinhaltes. Während bei den Spaltkörpern die Abtrennung vom vegetativen Zellfaden rasch vor sich geht, geschieht diese bei den Heterocysten ganz allmählich. Dabei tritt die Scheide in Funktion. Bekanntlich wird dieselbe kontinuierlich von der Gesamtheit der Zellen gebildet. Die junge, unfertige Heterocyste, die bis zu einem gewissen Grade noch lebensfähig ist, steigert infolge der durch den Druck verursachten Wachstumshemmung ihre Lebenstätigkeit und produziert dabei mehr Scheidensubstanz als gewöhnlich. Dieselbe erhöhte Produktion an Scheidensubstanz geht an den mit Kohlehydraten überladenen, sich vorwölbenden Nachbarzellen vor sich, die, wie zahlreiche entsprechende Kulturversuche bewiesen, sich ohne Ausnahme von diesem Ballast durch kräftigere Scheidenbildung zu befreien suchen.

Tafel I Abb. 5 zeigt, wie sich die Scheidensubstanz all-

mählich zwischen vegetativer Zelle und Heterocyste eindrängt und deren Verbindung zu durchbrechen sucht. Diese besteht aus einem kurzen Membranschlauch, der die Kommunikation zwischen den Zellen zunächst noch gestattet. Eine Tüpfelhaut konnte nicht nachgewiesen werden.

Allmählich wird der Membranschlauch durch die sich rund um die Heterocyste lagernde Kapsel aus Scheidensubstanz bis auf ein Minimum verengt, ohne aber völlig abgeschnürt zu werden. Alsdann geht eine langsame Umwandlung und Umlagerung des Heterocysteninhalts vor sich: die körnigen Substanzen samt Zentralkörper und -körner verflüssigen sich und nehmen eine gelbgrüne Färbung an. Es scheint, als ob der Turgor erhöht würde, denn in vielen Fällen beobachtete ich, daß sich durch Verwölbung ihrer Quer-, im geringeren Maße auch ihrer Längswände die Heterocyste ungefähr auf ihre unsprüngliche Zellgröße erweiterte, durch Bildung einer Vakuole dieselbe sogar noch überschreiten konnte.

Infolge der plasmolysierenden Wirkung einer sehr verdünnten Glycerinlösung bildeten sich bei Heterocysten von Scytonema javanicum interessante Erscheinungen. Tafel I Abb. 6 zeigt deutlich den membranösen Verbindungsschlauch, der durch Zusammenziehung des Zellfadens etwas in die Länge gezerrt worden ist und den von ihm umgebenenen Heterocysteninhalt veranlassen will, ebenfalls diesem Zuge zu folgen. Ist die seitliche Öffnung der die Heterocyste umschließenden Scheidenkapsel noch groß genug, so gelingt es der Heterocyste, aus der Öffnung herauszutreten; im anderen Falle vermag sie nur einen Druck auf die sie hemmende Querwand auszuüben, sodaß diese kräftig vorgewölbt werden kann.

Damit ist erwiesen, daß die Heterocystenmembran, die in ihrer Dicke völlig mit der der vegetativen Zelle übereinstimmt, mit der Scheide nicht verwachsen ist.

Um aber die Behauptung Kohls, der eine Trennung der beiden niemals beobachtete, noch genauer nachzuprüfen, wurden die Algenfäden mit 20%iger Chromsäure behandelt. Diese vernichtet Membran und Zellinhalt, greift aber die Scheide nur sehr langsam, in dieser schwachen Konzentration überhaupt nicht an. Tafel I Abb. 7 zeigt einen Faden nach Einwirkung der Chromsäure. Dieser besteht nur noch aus einer Scheide, in der man aber die Heterocystenkapseln deutlich hervortreten sieht. Im günstigsten Fall ist auch noch die Durchlaßöffnung für den Plasmaschlauch erkennbar.

Es muß hier noch eingefügt werden, daß Hassallia ein etwas anderes Verhalten gegenüber der Chromsäure zeigt und zwar dergestalt, daß die an sich schon dünnere Scheidenkapsel, nachdem Zellinhalt und Membran durch die Säure vernichtet sind, wenn auch sehr viel später als diese, so doch ebenfalls aufgelöst wird. Ob dieser Erscheinung für die Scytonemataceen entwicklungsgeschichtliche Bedeutung beigelegt werden kann, kann hier infolge Mangels nächstverwandter Formen nicht festgestellt werden.

Kohl'sche Verschlußkörper wurden deutlich beobachtet, aber da bei jungen, in Bildung begriffenen Heterocysten dieselben nicht festgestellt werden konnten, die Färbung mit Brillantblau und Quellung in HCl sie nicht von Cyanophycin-Körnern unterscheiden ließ, außerdem ihre Lagerung in der fertigen Heterocyste wechselnd war, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß Kohl diesen Gebilden zu große Bedeutung beigelegt hat.

Eine weitgehende Erklärung über die Aufgabe von Spaltkörpern und Heterocysten im Zellfaden wird durch die oben gegebene Beschreibung überflüssig gemacht. Besteht die Funktion der Heterocysten darin, das Längenwachstum zu regulieren, so kann der Spaltkörper als primitive Heterocyste bezeichnet werden, insofern er zu eben derselben Funktion befähigt ist, doch noch nicht in gleichguter Weise wie die starren, eingekapselten Heterocysten. Für die Verzweigung scheinen letztere nur insoweit Bedeutung zu haben, als sie das mit dem Wachstum verbundene Ausdehnungsbestreben des Zellfadens hemmen, sodaß dieser mehr oder weniger kräftig aus der Scheide herausgepreßt wird. Ich glaube nicht, daß der Ort unmittelbar unterhalb einer Heterocyste für die Verzweigung besonders günstig ist; denn die an sich nicht mehr ganz normale Heterocystennachbarzelle wird häufig gar nicht imstande sein, die Scheide zu durchbrechen. So beobachtet man denn auch in vielen Fällen, daß gerade diese Nachbarzellen bei lebhaft wachsenden Fäden durch Druck zu Konvexzellen werden, und erst an diesen schiebt sich der Faden vorbei und bildet die Verzweigung. Daß sich zuerst eine Konvexzelle und dann erst die Heterocyste bildet, wie Kohl beobachtete, habe ich in keinem Fall gefunden.

Um nun auf die Verzweigungsart der Hassallia zurückzukommen, so ist diese, wie schon erwähnt, in keiner Weise konstant. Die Alge produziert Heterocysten und Spaltkörper,

und beide kann sie zur Bildung von Verzweigungen verwerten, im besonderen die Spaltkörper und Konvexzellen. Die Spaltkörper führen oft zu doppelten, knieförmigen Verzweigungen, die Konvexzellen, und zwar sowohl unterhalb einer Grenzzelle wie auch an einer beliebigen Stelle des Fadens, zu einfachen.

Verzweigungen unmittelbar unter einer Heterocyste, wie sie für Hassallia und Tolypothrix angegeben werden, wurden selten gefunden, aber doch noch häufiger als die, die für Scytonema charakteristisch ist. Zu letzterer Gattung ist sie aber keinesfalls zu rechnen. Man darf sie jedoch auch nicht als Varietät einreihen, da lang andauernde Kulturversuche in veränderten Medien, außer geringfügigen Abänderungen, Konstanz der Art ergaben.

Schon Gomont wies in seiner »Monographie des Oscillariées«, Annales des Sciences Naturelles, 7. Série, 1912, vl. XV darauf hin, daß für die Bestimmung einer Oscillatorie die Scheide allein durchaus nicht ausschlaggebend sei, und daß Kulturresultate bei Phormidium und Oscillaria dazu berechtigten, diese beiden bislang noch scharf getrennten Gattungen in eine zu vereinigen.

Wiederholte Kulturversuche zeigten dann auch, daß die Scheide allein infolge ihrer großen Variabilität ebenfalls bei Scytonemataceen nicht gattungsbestimmend, vor allen Dingen nicht artbestimmend sein kann, da sie in ihrer Abhängigkeit vom Medium in Bildung und Aussehen absolut nicht beständig ist.

Diese Kulturversuche sollen in Kürze geschildert werden.

Sie beruhten ursprünglich darauf, festzustellen, ob die luftlebigen Scytonemataceen fähig sind, sich im Wasser weiter zu entwickeln oder nicht.

Zu diesem Zwecke wurde verwandt:

a) stehendes Regen + Leitungswasser,
b) fließendes Regen + Leitungswasser,
   aa) Schüttelapparat,
   bb) Schaufelapparat,
   cc) Bachwasser der Rase.

Die Versuche erfolgten zu verschiedenen Jahreszeiten und dauerten in jedem Falle 5—6 Monate, mit Ausnahme von Versuch bb) und cc) (s. weiter unten).

Die Resultate dieser Versuche, soweit sie für die Systematik von Interesse sind, stimmen für Hassallia und im besonderen für Scytonema javanicum überein.

Die Kulturen waren in kleinen bis zu $^2/_3$ Höhe mit einer Mischung von Regen + Leitungswasser gefüllten Erlemeyer-Kolben für Versuch a und b (aa) angesetzt, bei gleichmäßiger Belichtung (westlich) und einer Temperatur von 14—17°.

Beide Arten zeigten gutes Längenwachstum, während eine Ausdehnung des Lagers nur äußerst langsam vor sich ging. Die Lager waren in Höhe und Form gleichmäßiger als die ursprünglichen; die Höhe nahm in beiden Fällen um 1—2 mm zu.

Die Färbung der Lager war intensiver geworden. Die schmutzig graubraune Färbung von Scytonema javanicum hatte sich zu einer rotbraunen verdunkelt, während Hassallia, ursprünglich ebenfalls grau bis rotbraun gefärbt, fast schwarze Farbe angenommen hatte.

Die Filamente hatten an Breite je nach der Häufigkeit der Wassererneuerung zugenommen. Lager, die alle zwei bis drei Tage abgespült und in frisches Wasser gebracht waren, zeigten eine Breitenzunahme der Scheide von ca. 1 μ und eine größere Anzahl von Heterocysten und Spaltkörpern, besonders eine starke Haubenbildung.

Solche Lager, deren Medium nicht erneuert worden, sondern nur nach Bedarf ergänzt war, in dem also der Stickstoffgehalt durch die Abbauprodukte verwesender Algenteile erhöht wurde, und die damit verbundene Umsetzung in lebende Substanz rascher vor sich gehen konnte, zeigten ein schnelles Wachstum und eine intensivere Verdunkelung in der Färbung. Hier hatten sich die Heterocysten ebenfalls vermehrt, doch nicht in dem Maße wie oben, besonders Spaltkörper waren weit seltener.

Die Form der Zellen blieb unverändert, Vakuolen und abgestorbene Fadenteile waren nicht mehr so häufig; doch zeigte Hassallia noch die gleiche Vielgestaltigkeit in ihren Zellstadien wie ursprünglich. Ebenso ist die Fixierungsart der Verzweigungen dieselbe geblieben.

Die Lager im Schüttelapparat, besonders jedoch die am Schaufelapparat und im fließenden Wasser, hatten weniger gute Resultate aufzuweisen. Die Konstruktion des Schüttel- und Schaufelapparates ist aus Abb. 1 ersichtlich.

Zwischen den Stützen, die den ganzen Apparat tragen, ist ein ca. 20 l fassendes Aquarium so aufgestellt, daß der Schaufelapparat in den hinteren Teil desselben hineinragt, vorn aber genügend Raum für die rotierende Strömung des Wassers

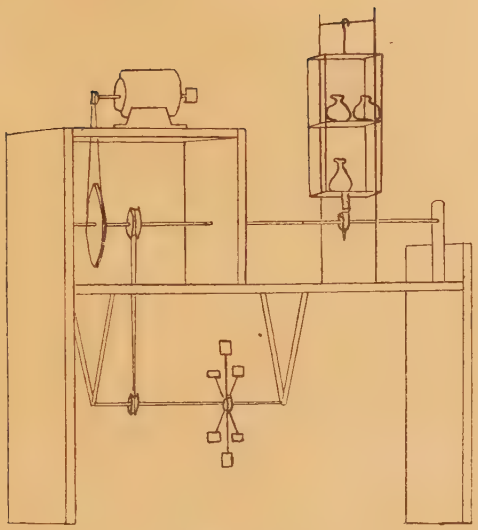

Abb. 1.

vorhanden ist. Die Geschwindigkeit der etwa 3 cm in das Wasser eintauchenden Schaufeln beträgt 120 cm/sec bei einem Wasserstand von ca. 12 cm Höhe.

Die Anzahl der auf den Schüttelkasten ausgeübten Stöße beträgt 68—70 in der Minute.

Im Schüttelkasten können 6 kleine 50 ccm haltende Erlemeyer-Kolben Aufstellung finden. Diese wurden nur bis zu $^2/_5$ Höhe mit Wasser gefüllt, mit einem kleinen Algenlager versehen und mit einem Wattepfropfen verschlossen.

Die ganze Vorrichtung wurde durch einen kleinen elektrischen Motor bewegt, der eigens für diesen Zweck montiert worden war. Der Motor lief von 7 Uhr morgens bis 5 oder 6 Uhr abends.

Die regelmäßig auf den Schüttelkasten einwirkenden Stöße erzielten eine rotierende Bewegung des Wassers in den kleinen Kolben, die sich naturgemäß auch auf die kleinen Lager übertrug. In den meisten Fällen wurden diese in eine Anzahl von Teilstücken zerrissen, die nun ebenfalls einen Stoß aufeinander ausübten. Schon nach kurzer Zeit ballten sich diese zu kompakten Kügelchen zusammen, die im Verlauf des Versuches kräftige, 0,2 bis 0,5 cm gleichmäßig lange Fäden nach allen Richtungen aussandten, die dann die ganze Ober-

fläche wie mit einem dichten Pelz überzogen. Eine Untersuchung solcher Fäden ergab, daß durch die Einwirkung der Stöße besonders an die Scheide außerordentlich hohe Ansprüche gestellt wurden (s. Tafel II Abb. 10). Doch für die Systematik hat dieser Versuch nur den Wert, daß er zeigt, wie außerordentlich stabil die Fixierung der Verzweigung in einer Art ist. Die sonstigen Veränderungen erwiesen sich nicht als konstant, da die Alge im ruhigen Medium sehr bald die ursprüngliche Form wieder annahm.

Völlig resultatlos waren die Versuche am Schaufelapparat und im fließenden Wasser. Die auf einem Stein festgewachsenen, zum Teil noch mit Sphagnum und feinen umsponnenen Drähten befestigten Lager waren bei Anwendung des Schaufelapparates der Strömung zugekehrt. Der dadurch auf sie ausgeübte, regelmäßig wiederkehrende Stoß war nicht sehr heftig, da die Hauptströmung in einem Abstand von ca. 4 cm über sie hinwegging.

Bei den Versuchen im fließenden Wasser des Rasebaches war die Befestigungsart der Lager dieselbe, doch waren dieselben so gerichtet, daß die Strömung über sie hinwegfließen konnte, ohne einen Stoß auf sie auszuüben.

In beiden Fällen zeigten die Algen jedoch keinerlei Wachstum. Sie vegetierten 7, im günstigsten Falle 12 Wochen dahin, verdickten ihre Scheiden und bildeten große Vakuolen in ihren Zellen aus. Allmählich wurde die Gesamtfärbung der Lager matter und krankhafter; alsdann trat der Verfall der Lager sehr bald ein. Die negativen Resultate dieser Extremkultur können nicht überraschen, wenn man die außerordentlich geschützten Verhältnisse, die diese Algen normalerweise benötigen, in Betracht zieht.

Kulturversuche derselben Art, die, um die oben erwähnten Resultate einer Kontrolle zu unterziehen, mit Oscillatoriaceen angestellt wurden, erzielten ganz ähnliche Ergebnisse: bei allen zeigte sich mit Ausnahme einiger für die Systematik unbedeutender Abänderungen, die im besonderen die Scheide betrafen, entweder eine große Stabilität in der Erhaltung sämtlicher Merkmale, oder Degeneration.

Hassallia bildet demnach gegenüber den anderen bearbeiteten Cyanophyceen keine Ausnahme inbezug auf ihr Verhalten gegen ändernde Einflüsse; es gelang weder Rückbildungen, die sie als Varietät kennzeichnen könnten, noch sonstige Änderungen, die ihre systematische Einreihung er-

möglichten, festzustellen. Der Fundort kann zur Bestimmung nicht in Betracht gezogen werden. Demnach wäre diese Form als eine intermediäre anzusehen, die hinüberleitet zu den Scytonemaarten, welche durch die Fixierung ihrer Verzweigung, vielleicht auch durch die stabilere Ausbildung ihrer Heterocysten eine höhere Stellung im System einzunehmen berechtigt sind.

Um aber zu vermeiden, die Unzahl von Cyanophyceenarten zu vermehren, möchte ich vorschlagen, diese intermediäre Form der Hassallia byssoidea, mit der sie von allen anderen Scytonemaceen wenigstens einige Merkmale gemein hat, zuzugesellen und sie als eine besondere Form: Hassallia byssoidea* intermedia zu bezeichnen.

Schizomeris Leibleinii Ktzg.

Schizomeris Leibleinii Ktzg. wird zu Anfang März in den Wasserbassins des Viktoriahauses im Botanischen Garten zu Göttingen gefunden. Die Alge überwuchert hauptsächlich den Boden und die Heizungsrohre des großen Beckens; in den kleineren randlichen, die einen weniger tiefen Wasserstand haben, wächst sie sowohl an Pflanzenstäben und Pflanzenteilen, wie auch unmittelbar auf dem lehmigen Boden, doch zeigt sie in ihnen durchaus kein so üppiges Wachstum wie in dem erstgenannten; anscheinend sind die Lebensbedingungen für sie hier weniger zuträglich.

Das durchschnittlich 32^0 warme Wasser des Viktoriabeckens ist außerordentlich kalkhaltig. Der sich an dem Boden und Wänden ablagernde Kalk scheint besonders günstig für die Alge zu sein. In ihm kann sie sich mit ihrer rhizoidähnlichen Basis verankern. Außerdem schützt der Kalk sie gewissermaßen vor dem Vertilgtwerden durch kleine Wassertiere; denn fast alle Fäden, die alten ohne Ausnahme, sind von Kalkkristallen mehr oder weniger stark überlagert.

Die Menge der Kalkablagerung richtet sich durchaus nach der Tiefe, in der die Alge lebt. Alle Schizomerislager, die sich nahe dem Wasserspiegel befinden, zeigen im Vergleich zu denen der tieferen Regionen eine weit größere Kalkanlagerung. Die Ursache hierzu ist darin zu suchen, daß an der Oberfläche nicht so viel Kohlensäure vorhanden ist, wie zur Bildung von in Wasser löslichem doppelt-kohlensaurem Kalk und zur gleichzeitigen Befriedigung des CO_2-Bedürfnisses der Alge nötig ist. So scheiden sich mehr oder

weniger große Kristalle von in Wasser unlöslichem kohlensaurem Kalk an den Algenfäden ab, überdecken diese und hemmen sie in ihrem Wachstum. — Dagegen muß am Grunde des Viktoriabeckens, wo die Kalklager weniger zahlreich sind und das Wachstum weit lebhafter ist, CO_2 in ausreichenderem Maße vorhanden sein. Diese größere Menge an CO_2 entsteht zum Teil aus den Abbauprodukten abgestorbener und dann zu Boden gesunkener Lebewesen. Jedenfalls erscheint durch diese Kalkanlagerungen die Gesamtheit der Fäden rauh und hart. Größere Kalklager sind makroskopisch als weiße Kügelchen erkennbar.

Schizomeris Leibleinii zeigt ihr Wachstumsoptimum zwischen 25—32° und bei mittelstarker Belichtung; denn am üppigsten ist ihr Wachstum in unmittelbarer Nähe der Heizungsrohre oder auf ihnen selbst. Dort ist die Temperatur am konstantesten, die Belichtung durch eine Wasserhöhe von 75 cm abgedämpft.

Dicht unter der Wasseroberfläche bleibt die Alge kurzfädig und zeigt ein struppiges, graugrünes Aussehen, während die normalen Lager aus langen, hellgrünen Fäden bestehen. Intensive Sonnenbestrahlung wirkt schon nach wenigen Stunden tötlich. Anderseits ist eine zu schwache Belichtung der Alge ebenfalls nachteilig; denn sobald sich großblättrige Pflanzen im Viktoriabecken entwickeln und die Oberfläche überschatten, stellt Schizomeris ihr Wachstum ein und vergeht.

Hinsichtlich der Lebensfähigkeit von Schizomeris kann die Temperatur zwischen -5^0 bis $+52^0$ schwanken. Um das Temperaturminimum einigermaßen festzustellen, wurde eine Anzahl von möglichst reinen Schizomerislagern in kleinen Erlemeyer-Kolben während $3^1/_2$ Tagen der am 11.—14. April herrschenden Tages- und Nachttemperatur (-5^0 bis $+7^0$) ausgesetzt. Sämtliche kleine Kolben enthielten nur soviel Wasser, daß die Algenlager knapp bedeckt waren; dadurch wurde ein Zerplatzen der Gläser durch Frost verhindert.

Am 14. April wurde den Kulturen eine Probe entnommen. Bei der Untersuchung dieser Kälteproben stellte sich heraus, daß die Färbung und die Form der Chromatophoren sich nachweisbar nicht verändert hatten; auch die später häufig zu erwähnende Zusammenballung des Zellinhaltes wurde nur in äußerst seltenen Fällen beobachtet. Daß die Alge in der Tat durch die Kälte nicht wesentlich gelitten hatte, zeigte sich außerdem in ihrer lebhaften Fortentwicklung im Thermostaten.

Mit größerer Genauigkeit als das Temperaturminimum konnte das Temperaturmaximum für Schizomeris festgestellt werden; dabei muß naturgemäß von allen anderen unbekannten Faktoren, die das Wachstum hätten hemmen oder fördern können, abgesehen werden.

Fünf kleine Erlemeyer-Kolben bis zu $^2/_3$ Höhe mit kalkhaltigem und fünf ebensolche Kolben mit kalkfreiem Wasser (Quelle und Lauf im Buntsandstein) gefüllt, wurden mit möglichst reinem Schizomerismaterial in den Thermostaten gebracht und gleicher Belichtung ausgesetzt.

Die Temperatur des Thermostaten

betrug in den ersten 24 Stunden 30—36°
» » » zweiten » » 36—42°
» » » dritten » » 42—46°
» » » vierten » » 46—52°.

Schon am zweiten Tage (36—42°) zeigte die Alge bei beiden Versuchsanordnungen die deutliche Neigung, den Inhalt einer jeden Zelle fast kugelig zusammenzuballen. Bei 48—50° trat bei einigen, aber wenigen Zellen Zerfall des Inhaltes ein. 52° konnte die Alge nur während zehn Stunden ertragen; nach Verlauf dieser Zeit ging der grüne Farbstoff zunächst in einen goldbraunen über; dieser verblaßte sehr bald, und damit trat völliger Verfall der Zelle ein.

Aus diesen Temperaturangaben geht hervor, daß Schizomeris eine große Widerstandskraft gegen Kälte und Wärme besitzt, eine Widerstandskraft, die ungleich größer ist als diejenige der Ulothrix- und Conferva-Formen, die mit Schizomeris dieselben Lebensbedingungen teilten.

Beschreibung der Alge.

Die dichten, rasenförmigen Schizomerislager bestehen aus ca. 10—20 cm langen, gelbgrün bis kräftig grün gefärbten, krausen, zerbrechlichen Fäden. Hat die Alge sehr viel Kalk angelagert, so erscheinen die Fäden steif, fast rauh, von makroskopischen Kalkkörnchen bedeckt.

Der Thallus ist fadenförmig, unverzweigt, am Grunde mit einem rhizoidartigen Haftorgan, anfangs aus einer, nach oben zu bei älteren Fäden aus mehreren Reihen von Zellen bestehend. Bei den alten Fäden können die äußeren Zellmembranen eine Dicke bis zu 5 μ erreichen. Diese Membranen zeigen schon bei jungen Fäden eine deutliche Schichtung, die dann mit dem Älterwerden der Fäden zunimmt.

Ausgewachsene Fäden lassen außerdem noch einen meist mattgrün gefärbten Außensaum von ca. 1—2 μ Dicke erkennen, der so kompakt ist, daß er eine Schichtung kaum noch erkennen läßt; in vielen Fällen kann sich dieser Außensaum in Zacken und Höckern von der darunter befindlichen Membranschicht abheben, sogar loslösen.

Die membranösen Quer- und Längswände, von denen die Zellen umhüllt werden, sind ebenfalls geschichtet, im besonderen die Querwände. Natürlich richtet sich die Membranschichtung in ihrer Anordnung nach der Form der Zelle, aus der sie hervorgegangen ist.

Bei Betrachtung der primären Zellquerwände hat man den deutlichen Eindruck, als ob diese in die dicke, geschichtete Fadenlängswand eingefugt wären. Diese Einfugung beruht jedoch auf einer optischen Täuschung, die schon durch hohe mikroskopische Einstellung hervorgerufen werden kann, sich aber in größter Deutlichkeit zeigt, wenn der Faden im Präparat so zu liegen kommt, daß er zur Vertikalen, aus der Horizontalen heraus, ein wenig geneigt ist, eine Lage, die in den meisten Fällen vorliegt. Ist jedoch die Lage des Fadens genau horizontal, so ergibt die Schichtung der primären Querwände, ganz gleich, ob hohe oder tiefe mikroskopische Einstellung, das Bild, wie es in Abbildung 2 wiederzugeben versucht ist.

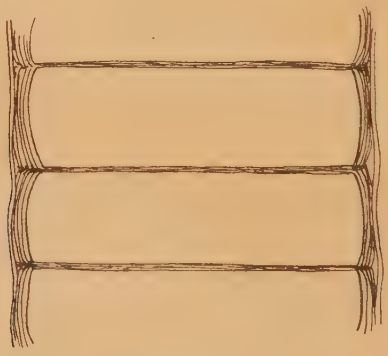

Abb. 2.

Die Schichtung verläuft genau parallel zum Zellumriß; von einer eingefugten Querwand ist unter diesen Umständen nichts zu sehen. Wenn dagegen die etwas geneigte Lage vorhanden ist, so erscheint die Einfugung in die Längswan-

dung dadurch, daß sich in ihr die Schichtungen zweier benachbarter Zellen nicht nur decken, sondern sich auch in ihren Divergenzpunkten kreuzen (s. Abb. 3).

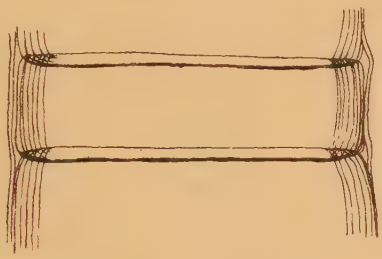

Abb. 3.

Hierdurch erscheint naturgemäß die Membran außerordentlich kompakt und stark lichtbrechend. Ist dieselbe außerdem sehr stark geschichtet, wie bei alten Fäden, so liegt der äußerste Divergenzpunkt der äußersten Schichtlage unmittelbar unter der kompakten Außenmembran. Bei diesen Fäden ist dann die Täuschung am ausgeprägtesten; denn hier scheinen die Querwände tief in die Längswandungen eingefugt zu sein.

Völlig normale Fäden sind in der Regel an den Querwänden nicht eingezogen; doch kommen stellenweise Fäden vor, besonders in Kulturen, die an den Querwänden leichte Einschnürungen erkennen lassen. Die Endzelle des Fadens kann etwas zugespitzt sein; meist ist sie jedoch rund vorgewölbt.

Im allgemeinen weist der Schizomerisfaden eine so große Mannigfaltigkeit in der Gestalt auf, daß eine eingehende Beschreibung desselben in allen seinen Formen nicht zu umgehen ist.

Eine sorgfältige Prüfung vieler Schizomerislager führt zu dem Schluß, daß es zwei charakteristische Arten von Fäden gibt bei Annahme der geringsten Breite von 20 μ.

Der ersten, zur Zeit der Untersuchung sehr selten vorkommenden Art von Fäden liegt eine regelrechte Ulothrixform zugrunde mit fadenförmigem Thallus und einem rhizoidähnlichen Basalteil (s. Abb. 4).

In der ersten Wachstumsperiode ist der Zellfaden noch einreihig. Jede Zelle ist mit einem lichtgrünen Chromatophor ausgestattet, das der Zellwand gürtelförmig anliegt und ein

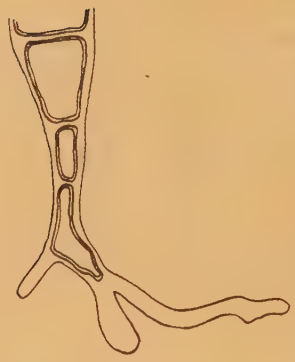

Abb. 4.

oder mehrere Pyrenoide führt. Meist weist das Chromatophor noch einen hyalinen Saum auf, der die von ihm nicht bedeckte Zellwandung bekleidet.

Zunächst wachsen die Fäden durch einfache Querteilung der Zellen. Haben sie jedoch eine Breite von ca. 40 μ erreicht, so tritt ausnahmslos Längsteilung ein, wenn auch anfänglich nur in einzelnen Zellen eines Fadens. Dabei spaltet sich der Zellinhalt samt dem Chromatophor der Länge nach in zwei Hälften, von denen jede einen Kern erhält. Allmählich verdichtet sich die Zellhaut und umschließt jede Zellhälfte; das Chromatophor wächst wieder zu einem vollständigen Gürtel aus, sodaß zum Schluß zwei völlig gleichwertige Zellen entstanden sind. In ein und demselben Faden können so längsgeteilte und ungeteilte Zellen miteinander wechseln (Abb. 5).

Doch mit Zunahme der Wachstumsbreite werden viele der ulothrixähnlichen Chromatophoren außerordentlich reich an Pyrenoiden, sodaß die gleichförmige Substanz völlig grobkörnig wird, ohne sich aber dabei im geringsten zu kontrahieren (Abb. 5 u. 7). Hat der Faden dann eine Breite von ca. 45 μ überschritten, so erfahren sehr bald alle Zellen eine Längsteilung, ganz gleich, wie weit die Umwandlung des Zellinhalts resp. Chromatophors vor sich gegangen ist (Abb. 6).

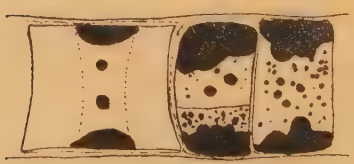

Abb. 5.

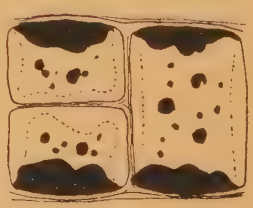

Abb. 6.

Je älter der Faden wird, je mehr er an Breite zunimmt, desto zahlreicher werden die Teilungen, die nun die Zellen längs und quer nach allen Richtungen des Raumes durch-

setzen und so einen stielrunden, soliden Zellkörper bilden mit mehr oder weniger stark geschichteter Membran. Alle Teilstücke sind selbständige Zellen, die aber in Größe und Form sehr verschieden sind. Gemein ist ihnen nur das trotz ev. starker Körnelung immer wieder erkennbare gürtelförmige Chromatophor. Sind die Fäden völlig ausgewachsen, sodaß keine Längsteilung mehr erfolgt, alsdann unterscheiden sie sich in keiner Weise mehr von den noch zu beschreibenden Fäden. Die ulothrixähnliche Form entsteht aus direkter Keimung von Zoosporen oder deren unbeweglichen Derivaten, den Aplanosporen.

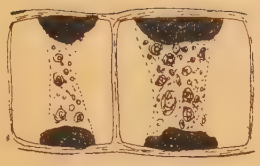

Abb. 7.

Über die Entstehung der zweiten Fadenart geben Kulturversuche in Inulin und Traubenzucker Aufschluß. In ihnen entwickeln sich unmittelbar aus den Dauersporen vegetativer Zellen einreihige Zellfäden von 20—22 μ Breite; die Länge der Zelle beträgt 7—11 μ. Das von Anfang an sehr grobkörnige Chromatophor unterscheidet diese Fadenart auf das allerdeutlichste von der zuerst beschriebenen und läßt so über ihre Entstehung keinen Irrtum zu.

Im Gegensatz zu der ulothrixähnlichen Form nimmt hier das Chromatophor den ganzen Zellinhalt ein, läßt aber an den umgeschlagenen Rändern doch noch die gürtelartige Gestalt erkennen. Durch die große Masse der dicht aneinander lagernden Körner erscheint der Zellinhalt kräftig dunkelgrün gefärbt.

Der einreihige Faden kann eine beträchtliche Länge annehmen, ehe die Längsteilung der Zelle eintritt (s. Abb. 8).

Abb. 8.

Alsdann erfahren die beiden neuentstandenen Zellhälften eine Querteilung, sodaß vier Hauptquadranten entstehen, die in älteren Fäden von sehr stark geschichteten Membranen umgeben sind. Der Inhalt der vier Hauptquadranten teilt sich dann wieder der Länge und der Quere nach. Jedes neue Teilstück wächst ebenfalls zur selbständigen Zelle heran, bleibt aber in der Membran der Hauptquadranten fest eingeschlossen (s. Abb. 9).

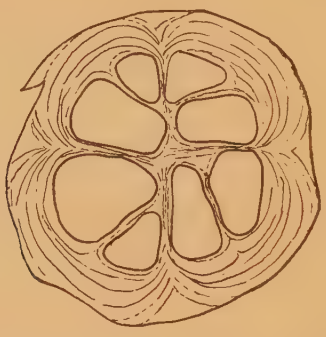

Abb. 9. Querschnitt eines Schizomerisfadens.

Diese vier Hauptquadranten mit den von ihnen eingeschlossenen Teilprodukten oder Zellen werden im folgenden als »Zellkomplex« bezeichnet.

Die Basis dieser zweiten Fadenart hat ebenfalls rhizoidähnliche Haftorgane; eine Haftscheibe wurde in keinem Falle beobachtet. Wie aus einem Vergleich beider Fadenarten miteinander folgt, lassen diese, wenn nur die älteren und ausgewachsenen Exemplare in Betracht gezogen werden, durchaus keinen Unterschied in Fadenbreite, Gestalt, Größe und Anzahl der Zellen und ihrer Teilung erkennen.

Als der bündigste Beweis dafür, daß beide Formen ein und derselben Art angehören, gelten noch die miteinander übereinstimmenden Fortpflanzungserscheinungen. Diese sind sehr mannigfaltig und befähigen die Alge, sich in ihrer kurzen Vegetationsperiode äußerst stark und rasch zu vermehren und außerdem eine so enorme Anzahl von Dauersporen auszubilden, daß ein Aussterben der Schizomeris trotz der wechselndsten Lebensbedingungen nicht zu befürchten ist.

Vegetative Vermehrung.

I. Jeder Schizomerisfaden hat die Eigenschaft, sich durch Einschnürungen in zwei bis drei, oft auch in mehrere Teilstücke zerlegen zu können, die mit Hormogonien der Oscillatoriaceen in ihrer Anlage und Funktion große Ähnlichkeit haben.

Wahrscheinlich ist die Ursache zur Bildung dieser Fadeneinschnürungen in erster Linie in den anfangs erwähnten Kalkanlagerungen zu suchen; denn dort, wo dieselben auftreten, kommt es regelmäßig zu Hemmungen des Breitenwachstums, deren Folgen die Einschnürungen sind.

Solche Wachstumshemmungen zeigten sich jedoch auch an Fäden, die wochenlang in kalkfreiem Wasser kultiviert und an denen infolgedessen die Kalkausscheidungen weniger stark waren; eine nachträgliche Auflösung der Kalklager wurde nicht beobachtet.

Wie die hormogonienähnlichen Gebilde zustandekommen, kann an jungen Fäden sehr leicht verfolgt werden. Jeder normale Faden, der durch wiederholte Längs- und Querteilung der Zellen wohl ausgebildete Zellkomplexe aufweist, hat zum mindesten einen Abschnitt, der die Breitenwachstumsvorgänge von Anfang an nicht mitgemacht hat und infolgedessen nur ein Drittel oder noch weniger der übrigen Fadenbreite besitzt. An dieser Stelle des Fadens liegt eine einfache Zellreihe, die aus 2 bis 7 hintereinander gelagerten Zellen besteht (s. Abb. 10).

Abb. 10.

Mit der Zeit sterben diese ab und zwar in der Weise, daß das Absterben von der Mittelzelle der Einschnürungszone nach beiden Seiten des Fadens fast gleichmäßig fortschreitet, bis der nächste Zellkomplex erreicht ist; dieser wird aber nicht mit angegriffen.

Bei diesem Vorgang wölbt sich jede einzelne Zelle durch

Turgorverringerung der vorhergehenden abgestorbenen Zelle in diese hinein und verdickt allmählich an der so entstandenen Konvexseite ihre Membran, sodaß die Mittelzelle zum Schluß gänzlich zusammengedrückt ist. Wird nun durch irgend welche äußere Umstände ein Druck oder Zug auf den Faden ausgeübt, so lösen sich die beiden Fadenteile in der Mitte der abgestorbenen Zone von einander los, um dann selbständig für sich weiterzuwachsen.

Als Basis der Fadenteile dient der Rest der abgestorbenen Zone, die zum Unterschied von der primären rhizoidähnlichen Basis als eine sekundäre bezeichnet werden kann. In der Regel ist die letztere schlauchartig, oft spitz zulaufend und befähigt die Alge, sich wieder in die Unebenheiten des Bodens hineinzubohren. Verankerungsvorrichtungen, die die primäre Basis in ihren rhizoidartigen Fortsätzen besitzt, können nicht wieder gebildet werden. Da unfehlbar in jedem Faden mindestens eine sekundäre Basis zu finden ist, so muß diese Hemmung des Breitenwachstums als eine Art gesetzmäßiger vegetativer Fortpflanzung betrachtet werden, die ohne Zweifel zu der außerordentlich schnellen Ausbreitung der Alge beiträgt. Eine sorgfältige Untersuchung eines vorsichtig vom Grunde losgelösten Lagerteiles führt denn auch zu dem Ergebnis, daß primäre rhizoidähnliche Haftorgane im Gegensatz zu den sekundären schlauchartigen Basalzellen verhältnismäßig selten sind.

II. Eine andere Form der Hormogonienbildung können junge, bis 40 μ dicke Fäden mit kompaktem Zellinhalt zeigen. Diese sind zunächst dadurch kenntlich, daß ihre Längswände schwache Einschnürungen in ganz unregelmäßigen Abständen von einander aufweisen. Die Einschnürungen können außerordentlich zahlreich sein; sie entstehen jedesmal da, wo im Faden ein einzelner Zellkomplex abgestorben ist (s. Abb. 11). In die so entstandenen Zwischenräume wölben sich die jeweiligen benachbarten Zellpaare vor und entwickeln eine geschichtete, kräftige Membran, die das Fadenstück, welches aus einem, zweien oder mehreren Zellkomplexen bestehen kann, einhüllt.

Treten für die Alge ungünstige Lebensbedingungen ein, so kann der so umgestaltete Faden in viele Teilstücke zerfallen, von denen dann jedes einzelne befähigt ist, unter besseren Verhältnissen als selbständiges Individuum weiterzuwachsen.

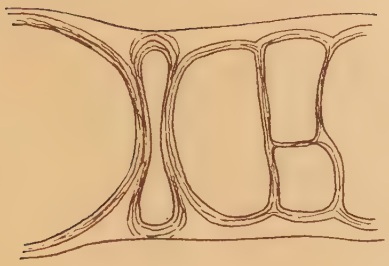

Abb. 11.

III. Eine dritte Art vegetativer Vermehrung besitzt Schizomeris in dem Verschleimungsvermögen ihrer völlig ausgewachsenen Exemplare, die also das Breitenmaximum (ca. 100 μ) nicht mehr überschreiten.

Durch Kultur in Inulin- und Zuckerlösungen kann man den Verschleimungsvorgang allerdings auch an jüngeren Fäden hervorrufen. Doch hat man es hier, wie die Chromatophoren der Keimlinge beweisen, mit Hemmungsstadien in der Ausbildung von Zoosporen zu tun, wenn nicht einfach Plasmolyse vorliegt, die leicht an der Art des Zusammenballens des Zellinhalts und der Fältelung der Zelloberfläche zu erkennen ist.

Der natürliche Verlauf der Verschleimung ist folgender: Zunächst runden sich die Zellen eines ganzen Fadens oder eines Fadenteilstückes gegenseitig etwas ab, ohne aber ihren Inhalt zu kontrahieren oder zu verändern, und umgeben sich mit einer rund herum gleichmäßig dicken Membran. Gleichzeitig verschleimt der Außensaum, sodaß der Faden aus wohl abgerundeten, dicken Zellpaketen besteht, die nur noch durch membranöse Längs- und Querwände miteinander verbunden sind; an letzteren ist die Schichtung noch lange Zeit deutlich erkennbar. Allmählich verdichtet sich die Membran jeder einzelnen Zelle noch mehr, der Zellinhalt wird gleichmäßig feinkörnig und nimmt ganz langsam eine goldbraune Färbung an. Alsdann verschleimen die alten Längs- und Quermembranen sehr rasch, und die Zellen werden nur noch von einer dünnen, schleimigen Substanz zusammengehalten (s. Abb. 12).

Allmählich lösen sich sämtliche Zellen aus dem lockeren Zellverband los und verteilen sich einzeln oder zu zweien oder zu kleinen Häufchen vereint im Substrat (s. Abb. 13).

Abb. 12.

Abb. 13.

Eine Eigentümlichkeit dieser Zellen besteht in ihrem außerordentlich großen CO_2-Bedürfnis; infolgedessen scheidet sich soviel Kalk an ihnen aus, daß sie sehr oft von einem dicken Überzug von Kristallen umhüllt werden. Solche Kalkablagerungen kommen später den sich aus ihnen entwickelnden Keimlingen wieder zugute, die dann gleich einen sicheren Verankerungsplatz vorfinden.

Diese, von einer starken Membran umgebenen, goldbraunen Zellen sind als Dauersporen anzusprechen, die sich in die Unebenheiten des Bodens festsetzen und den mannigfaltigsten Lebensbedingungen standhalten können. Sie sind befähigt, im Sommer Wassertemperaturen von ca. 38°, im Winter eine monatelang andauernde Trockenperiode, verbunden mit einer Temperaturerniedrigung bis 1° zu ertragen, ohne irgendwelchen Schaden zu nehmen. Im Frühjahr, wenn das Bassin wieder mit Wasser gefüllt und die Temperatur genügend hoch ist, beginnen sie zu keimen.

Es gelang, in einer 4%igen Traubenzuckerlösung eine vorzeitige Keimung dieser Art von Dauersporen herbeizuführen. Die Abbildungen zeigen den Gang der Entwicklung; in deren Verlauf sind die Chromatophoren schon in den jüngsten Keimlingen grobkörnig und von solcher Ausdehnung, daß die Zellwandungen völlig oder bis auf eine geringe Öffnung hin von ihnen bekleidet werden.

Abb. 14 und 15 geben die ersten Stufen der Basisbildung wieder (14—16 sind Entwicklungsstadien einunddersel ben Dauerspore).

Abb. 14.

Abb. 15.

Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 16. Ein einzelliger Keimling mit kleiner Haftscheibe und körnigem Chromatophor.

Abb. 17 und 18. Keimlinge mit körnigen, randlich umgeschlagenen Chromatophoren.

Bei Abb. 18 frühzeitige Längsteilung der Zellen.

Die Bildung von Dauersporen ist jedoch nicht allein von Verschleimungsvorgängen abhängig; sie kann auch dadurch erfolgen, daß sich, sei es durch Verletzung oder durch sonstige äußere Ursachen, Zellen aus einem endständigen Zellkomplex vom Faden loslösen, die dann, soweit ihre Membran unversehrt ist, befähigt sind, sich in Dauersporen umzuwandeln.

Fortpflanzungserscheinungen beweglicher Art vermag Schizomeris in Gestalt von Zoosporen und Gameten hervorzubringen.

Da während der Dauer der Untersuchung die Bildung von Zoosporen und Gameten im natürlichen Medium nicht herbeigeführt werden konnte, wurden einige Versuche angestellt, um die Fortpflanzungsbedingungen zu fördern.

Zu diesem Zwecke wurden einerseits verschieden starke Lösungen von Inulin, Traubenzucker, Kaliumnitrat und Monokaliumphosphat verwendet, anderseits der Alge nur soviel Feuchtigkeit gelassen, wie sie zum Leben unbedingt benötigte.

Nach dem Befund der Untersuchungen, die täglich angestellt wurden, wirkten Kohlehydrate wie Salze nur unvollkommen auf die Bildung von Zoosporen und Gameten ein. Sämtliche Inulinlösungen (0,25 %—1,5 %) hatten eine direkt gegenteilige Wirkung, obwohl in ihnen, wie auch in den Traubenzuckerlösungen, das Wachstum außerordentlich stark war. Allerdings befanden sich in beiden Kulturanordnungen eine Anzahl von Fäden, die durch Zusammenballung ihrer Zellen den Beginn einer Zoosporenbildung anzeigten. Aber die in großen Mengen auftretenden Bakterien, Vampyrellen und Amöben verseuchten die Lager, trotzdem die Lösungen jeden zweiten Tag erneuert wurden, so stark, daß eine normale Entwicklung von beweglichen Fortpflanzungsorganen ausgeschlossen war.

Außerdem hatten die Zuckerlösungen in manchen Fäden plasmolysierende Wirkung, die sich aber gleich an der Oberflächenfältelung und der mattgrünen Färbung der Zellkugeln bemerkbar machte.

Bei dem weitaus größten Teil der Fäden, deren Zellinhalt noch keine Umwandlung erfahren hatte, traten äußerst rasch Verschleimungen ein, die die Bildung von Dauersporen zur Folge hatten. Andere Fäden, in denen Zoosporen angelegt waren, zeigten eine vorzeitige Keimung dieser unfertigen Gebilde im Faden selbst.

Die Entwicklung dieser Keimlinge verläuft in fast denselben Phasen, wie sie bei denen, die aus Dauersporen hervorgehen, beobachtet wurden. Zunächst werden zwei oder drei rhizoidähnliche Haftorgane durch schlauch-, fast blasenförmige Ausstülpungen der Keimzelle gebildet (s. Abb. 19 u. 20). Abb. 21 zeigt die Anlage des ersten, wohlausgebildeten ulothrixähnlichen Chromatophors, das in Abb. 22 noch deutlicher in Erscheinung tritt und klar den Unterschied zwischen den vorher beschriebenen Fadenarten und ihrem Ursprung darlegt.

Abb. 19. Abb. 20. Abb. 21. Abb. 22.

Andere Resultate wurden mit Kaliumnitrat- und Monokaliumphosphatlösungen (0,25 %—1,5 %) erzielt. In ihnen zeigten junge Fäden von ca. 40 μ Breite und kompaktem Zellinhalt ebenfalls Hemmungen in der Ausbildung von Zoosporen. Hierbei verschleimten aber die geschichteten Außenmembranen nicht, sondern sie wurden von hervordrängenden Zellen emporgewölbt und dann durchbrochen. Diese Zellen, die weder vor oder während des Durchbrechens der Membran, noch nachher irgend welche wahrnehmbaren Bewegungen ausführten, unterschieden sich in ihrer Gestalt von einander.

In manchen Fäden hatten sie sich kaum verändert; nur die Seite, die der Außenmembran zugekehrt war und die deren Auflösung zu besorgen hatte, zeigte eine geringfügige Zuspitzung, unter der ein großer hyaliner Fleck ein Drittel der Zelle einnahm.

Eine Einzelkultur im hängenden Tropfen führte Keimung herbei (s. Abb. 23), bei der sich aus dem hyalinen Ende der Basalteil der jungen Alge entwickelte.

Andere Fäden, besonders die der 0,5 %igen Monokaliumphosphatlösung, zeigten ebenfalls die Membran durchdrängenden

Abb. 23.

Zellen, die aber schon deutlich die Form von Zoosporen angenommen hatten, also von birnförmiger Gestalt mit hyalinem Ende waren (s. Abb. 24).

Abb. 24.

Aber auch diese Zellen waren keiner wahrnehmbaren selbständigen Bewegung fähig und wandelten sich allmählich, nachdem sie die Zellwand aufgelöst hatten, entweder zu Dauersporen um, oder sie keimten zu neuen Fäden mit gürtelförmigen Chromatophoren aus.

Es liegt wohl kein Zweifel vor, daß in diesen Fäden die vollständige Ausbildung von Zoosporen gehemmt wurde, sodaß nur deren unbewegliche Derivate, »die Aplanosporen«, zur Entwicklung kommen konnten.

Bildung von Zoosporen und Gameten.

Weit bessere Ergebnisse in der Bildung von beweglichen Fortpflanzungszellen wurden durch Aushungern der Alge erzielt. Möglichst reine Schizomerislager erhielten wochenlang nur so viel Wasser, daß sie eben durchfeuchtet waren. Alsdann wurde ein Teil derselben in Leitungswasser gebracht und während 24 Stunden sich selbst überlassen. Das Resultat dieses Aushungerungsprozesses und der dann plötzlich folgenden reichlicheren Nahrungszufuhr war, daß eine Anzahl von Fäden von über 60 μ Breite ihren Zellinhalt zusammenballte und in jeder Zelle je einen Schwärmer ausbildete (s. Abb. 25).

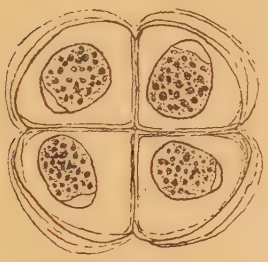

Abb. 25.

Abb. 26.

Mit ihrem hyalinen Ende führten diese Zoosporen eine stoßende, zum Teil reibende Bewegung gegen die Außenseite der Zellen aus. Ist die Membran durchbohrt, so bewegen sie sich mit großer Geschwindigkeit durch das Substrat und lassen dabei vier Wimpern erkennen (s. Abb. 26 u. Abb. 27).

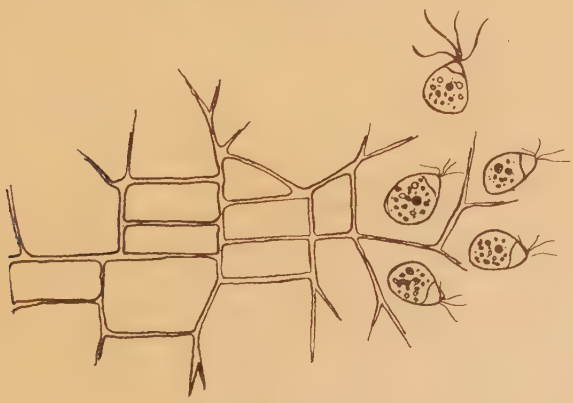

Abb. 27.

Ihre Gestalt ist nicht regelmäßig birnförmig; es wurden auch Individuen beobachtet, die deutlich abgeflacht waren. Der Zellinhalt erscheint durchsichtig klar, mit einer oberflächlichen, dichten Einlagerung von hell- bis dunkelgrüngefärbten mehr oder weniger großen Körnern.

Die Dauer der Bewegung war bei den einzelnen Schwärmern verschieden. Als Maximum wurden 7 bis 8 Stunden lebhafter Bewegung beobachtet. Das letzte Bewegungsstadium war bei allen Schwärmern gleich; die Wanderungen im Substrat wurden eingestellt, dagegen eine örtliche, außerordentlich rasche rotierende Bewegung um die eigene Achse ausgeführt, die in einem Falle ca. 50 Minuten andauerte. Diese Bewegung führte zu dem Ergebnis, daß die Schwärmer ihre birnförmige Gestalt und ihre Wimpern verloren und zu wohl abgerundeten Zellen wurden, die sich im weiteren Verlaufe der Kultur entweder zu Dauersporen umwandelten oder zu der Ulothrixähnlichen Fadenart auskeimten.

Bildung von Gameten.

Neben den Zoosporen produzierenden Fäden waren die ausgehungerten Schizomerislager noch sehr reich an einer anderen Art von Fäden, die sich durch große blasenförmige Zellen auszeichneten. Der farbige Inhalt dieser Zellen war entweder nach der Seite der vorgewölbten Wand gewandert oder hatte sich schon in ein oder zwei 9 μ große Kugeln zusammengeballt (s. Abb. 28—30).

Abb. 28. Querschnitt durch einen Faden mit Blasenzellen.

In fünf Fällen wurde eine langsame pendelnde Bewegung je einer dieser hellgrünen, geringfügig zugespitzten und mit einem hyalinen Ende versehenen Kugeln beobachtet, während die übrigen kleineren völlig unbeweglich waren. Im hängenden Tropfen wurde die Bewegung jedoch bald eingestellt, ohne daß sich eine merkliche Veränderung gezeigt hätte.

Abb. 29.

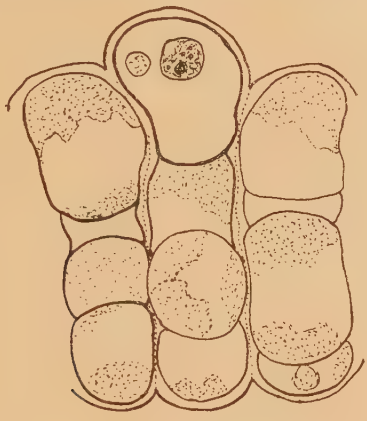

Abb. 30.

Abb. 31.

Abb. 32.

Abb. 33.

Trotz sorgfältigster Untersuchung gelang es nur zweimal, solche Gebilde, die als Gameten anzusprechen sind, in allen ihren Bewegungsstadien zu beobachten. Beide Male war die Bewegung eine sehr langsame und träge; erst nach 5 bezw. 7 Stunden wurde die Zellmembran durchbrochen. Alsdann

bewegte sich bei dem ersten Beobachtungsobjekt das Gamet träge durch das Substrat, ohne sich weit vom Faden weg zu bewegen und ohne sich mit einem anderen, ebenfalls in der Nähe des Fadens umherirrenden, zu vereinigen. Ein anderer Faden zeigte genau dieselben Erscheinungen, nur daß sich hier zwei sich langsam bewegende Gameten aneinanderlegten und sich vereinigten. Leider machte auch hier die Kultur im hängenden Tropfen die Weiterentwicklung völlig unmöglich. Auch gelang es nicht, die Zahl der Cilien festzustellen (Abb. 31—33). Obwohl diese vereinzelt auftauchenden, sich langsam bewegenden Gameten als Schwächlinge zu bezeichnen sind, so berechtigen sie durchaus zu der Auffassung, daß Schizomeris einer sexuellen Fortpflanzung fähig ist.

Zweifelhaft bleibt es jedoch, wie weit sie sich dieser Vermehrungsweise bei ihrer großen Neigung zur Bildung von Akineten und Aplanosporen überhaupt noch zu bedienen nötig hat. Ist doch schon in der der Schizomeris nächstverwandten Familie, den Prasiolaceen, mit der sie in ihren Fortpflanzungsarten fast übereinstimmt, jede Bildung von beweglichen Fortpflanzungsorganen unterdrückt, jedenfalls nicht beobachtet worden.

Vielleicht ist in Schizomeris eine Übergangsform von den Ulothrichaceen zu den Prasiolaceen geschaffen, die da zeigt, wie die Unterdrückung beweglicher Fortpflanzungsorgane langsam vorwärtsschreitet, die dann in Prasiola ihren Höhepunkt erreicht.

Lebenslauf.

Ich, Ella Leisel, ref. Konfession, wurde am 17. August 1883 in Elberfeld (Rheinprovinz) geboren. Von 1890—1900 besuchte ich die höhere Mädchenschule zu Elberfeld von der 10. bis zur 1. Klasse einschließlich, von 1901—1904 die Lehrerinnenbildungsanstalt zu Elberfeld, die ich mit der Lehrbefähigung für höhere und mittlere Mädchenschulen verließ. Von 1904—1906 hielt ich mich sprachstudienhalber in England und Frankreich auf, von 1906—1909 unterrichtete ich an verschiedenen Schulen in Elberfeld. Von Ostern 1909 an bis jetzt studiere ich an der Universität Göttingen.

TAFEL 1.

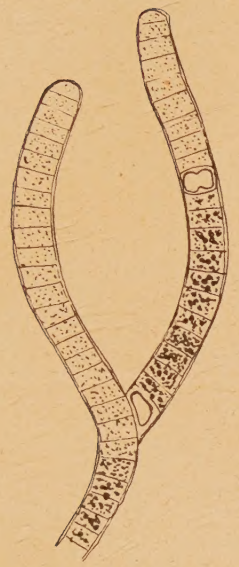

Abb. 2.

Abb. 3.

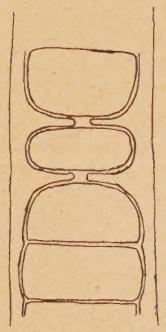

Abb. 5.

Abb. 6.

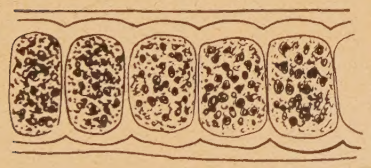

Abb. 4.

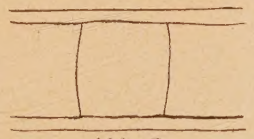

Abb. 7.

TAFEL 2.

Abb. 8.

Abb. 9.

Abb. 11.

Abb. 12.

Abb. 10.

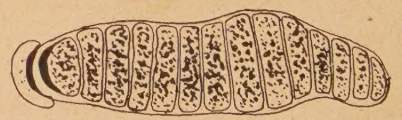

Abb. 13.

Scytonema javanicum, Haubenbildung.

Abb. 8 u. 9: Plormid. Retrii mit Löfflers Methylen-Blau gefärbt.
Abb. 10: Seyt. jav., Schüttelapparat.